

山崎 敬*: サンショウ属の花の構造

Takasi YAMAZAKI*: Floral anatomy of the genus *Zanthoxylum* L.

サンショウとイヌザンショウとは外観はよく似ているが花の構造は著しく異なる。最も顕著なのは、サンショウは7—8枚の細い花被片が1輪に並び、萼片と花片の区別がないが、イヌザンショウでは普通の花によく見られるように、5枚の萼片と5枚の花弁が2輪に交互に並んでいる。このことから前者を狭義のサンショウ属 *Zanthoxylum* 後者をイヌザンショウ属 *Fagara* として区別することがしばしば行われる。現在では全体をサンショウ属として扱う見解が多いが、南米の図書の多くは別属として書かれ、日本でも大井（日本植物誌、1653, 1975）、初島（琉球植物誌、1971）は同一属として扱い、原（日本種子植物集覽、III、1954）、北村・村田（原色日本植物図鑑、木本編、I、1971）は別属として扱っている。どちらの扱いにしろサンショウとイヌザンショウの花が、互いにどのような関係なのかを明らかにしなければ結論はだせない。ところがこの属の花の構造を解剖学的に正確に調べたのは、Saunders (1934) のフュザンショウ *Z. planispinum* Sieb. et Zucc. (*Z. armatum* DC. var. *subtrifoliatum* Kitam.) の雌花のみであって、これをもとに論議が行はれている。しかし、Saunders 女史のフュザンショウの花の報告は観察は正確であるが、その花被片の解剖は後述するように、現在の花の構造の常識では考えられない奇抜なものである。したがってサンショウ属の花の構造をもう一度検討してみる必要がある。以下にサンショウとイヌザンショウを中心にして花の構造を報告する。

イヌザンショウ属 (Fig. 1, 1-4, Fig. 2) は雌雄異株。花は5枚の萼片とそれに互生の位置に5枚の花弁がある。雄花では花弁と互生して5本の雄しべがあり、中央に1個の退化雌蕊がある。退化雌蕊の先は2—3裂していて、これが2—3枚の心皮からなることを示唆している。雌花では雄しべを欠くか退化雄蕊があり、中央に2—3枚の心皮からなる1個の雌しべがある。心皮の基部には種類によって長短があるが子房柄がある。子房柄の周囲には蜜腺状組織が発達する。子房柄の上の心皮は基部近くまで離生し、花柱の上部でやや癒着している。各心皮には上部内壁から下垂する2個の胚珠がつく。胚珠は胚柄を子房の内壁側に添わせて下垂する倒生胚珠で、厚層珠心は2枚の珠皮に包まれる。珠孔のそばに珠柄から突出する栓状体様組織 (obturator-like body) がある。栓状体様組織はイヌザンショウではあまりはっきりしないが、カラスザンショウやヤクシマカラスザンショウ (Fig. 2, 2) では明瞭である。

* 東京大学 理学部附属植物園。Botanical Gardens, Faculty of Science, University of Tokyo, Tokyo 112.

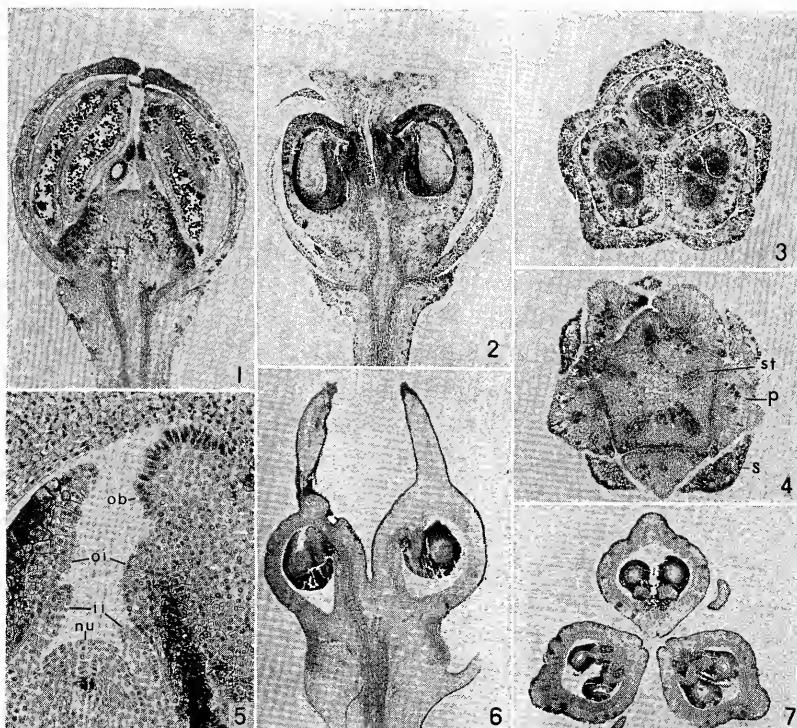


Fig. 1. 1-4: *Zanthoxylum schinifolium* Sieb. et Zucc. (イヌザンショウ). 1. Longitudinal section of a male flower, $\times 16$. 2. The same of a female flower, $\times 13$. 3. Transverse section of the ovary of a female flower, $\times 16$. 4. Transverse section at the base of the flower of a male flower, showing five sepals(s), five petals(p) and five staminal traces(st), $\times 20$. 5-7: *Z. piperitum* DC. (サンショウ). 5. Transverse section of the apex of a young ovule, showing nucellus (nu), outer (oi) and inner (ii) integuments, and obturator-like body (ob), $\times 135$. 6. Longitudinal section of a female flower, $\times 13$. 7. Transverse section of a female flower, $\times 13$.

狭義のサンショウ属は雌雄異株。花は6—8枚のほぼ1輪に並ぶ披針形の花被片がある、一般に萼と花弁との区別は明瞭でない。雄花 (Figs. 3, 4) では5—7本の雄しべがあり、中央に1個の退化雌蕊がある。退化雌蕊の周囲には蜜腺状の組織がある。雌花 (Fig. 1, 5-7) は雄しべを欠くか退化雄蕊と、2—5枚の心皮からなる1個の雌しべがある。雌しべの基部には子房柄があり、その周囲には蜜腺状組織が発達する。子房柄の上に基部近くまで離生する心皮がつく。各心皮は次第に離れ、各心皮の先の花柱は完全に離生している。各心皮の腹側上部から2個ずつの胚珠が下垂する。胚珠の形はイヌザンショウ属と同じである。

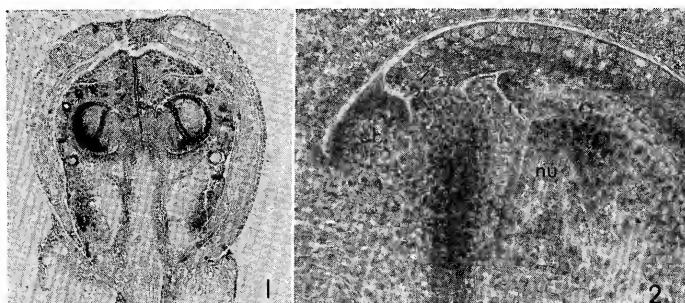


Fig. 2. *Zanthoxylum yakumontanum* (Sugimoto) Nagamasu (ヤクシマカラスザンショウ).

1. Longitudinal section of a female flower, $\times 13$. 2. Longitudinal section of the apex of a ovule, showing nucellus (nu), outer (oi) and inner (ii) integuments, and obturaturour-like body (ob), $\times 135$.

以上の様にイヌザンショウ属と狭義のサンショウ属とでは花被の形が異なること、イヌザンショウ属では子房の心皮の上半部は離生するがほとんど離れず、花柱では癒着する傾向がある。狭義のサンショウ属では心皮の上半部は著しく離生する。以上が両者を区別する大きな特徴だと思われる。この内、子房の特徴は大体両属で異なるが、花被の形ではイヌザンショウ属に入る *Z. yunnanense* Huang や *Z. alpinum* Huang は、子房の形はサンショウ型である (Huang 1957)。したがって子房の形はあまり重視できず、花被の違いが大きな差となる。花被片や雄しべに入る維管束の仕方から両者の関係を調べてみる。

イヌザンショウ (Fig. 1, 3-4) では花托の基部で花柄の中央の維管束環から5本の萼片に入る維管束が分岐する。5本の維管束は同時に分岐するのでなく、順次に分岐して萼片に入り、萼片は瓦重ね状に配列している。次に残った中央維管束環から萼片の維管束と互生の位置にほぼ同時に5本の維管束が分岐し、それぞれが瓦重ね状に配列する5枚の花弁に入る。ここまででは雄花でも雌花でも同じである。雄花では中央に残った維管束環の大部分は、花弁と互生の位置に雄しべに入る5本の維管束に分かれ、中央に少数の維管束を残して雄しべに入る。中央に残る不規則に散らばった少数の小さな維管束は退化雌蕊の中をしばらく走って消滅する。雌花では中央に残る維管束環は心皮に入る背面維管束と腹面維管束に分離し、それぞれの位置に入つて消滅する。カラスザンショウやヤクシマカラスザンショウでも花の維管束走行は同じである。イヌザンショウの花は一般に見られる花の構造であり、花式図を描くと Fig. 6-1 のようになる。

サンショウ (Fig. 3) では花托の基部で花柄の中央維管束環から左右に2本の維管束がやや前後して分岐し、それぞれ花被片 (s) に入る。次にはほぼ同時に5本の維管束 (p) が分岐し、それぞれ5枚の花被片に入る。この維管束はほぼ同時に分岐するが、花被片

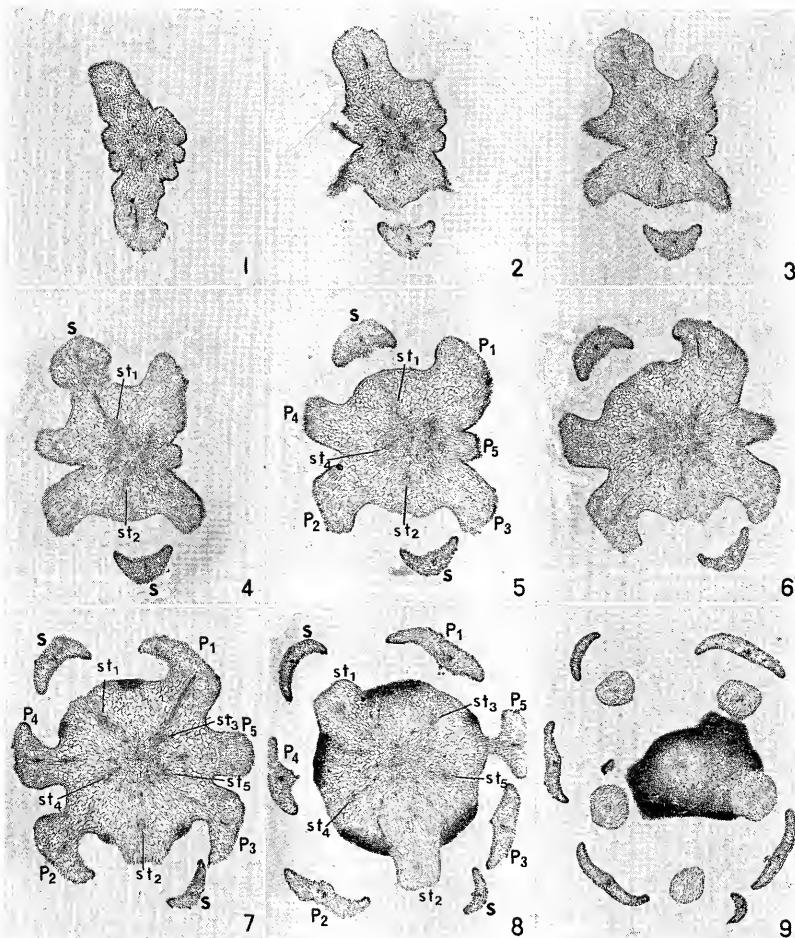


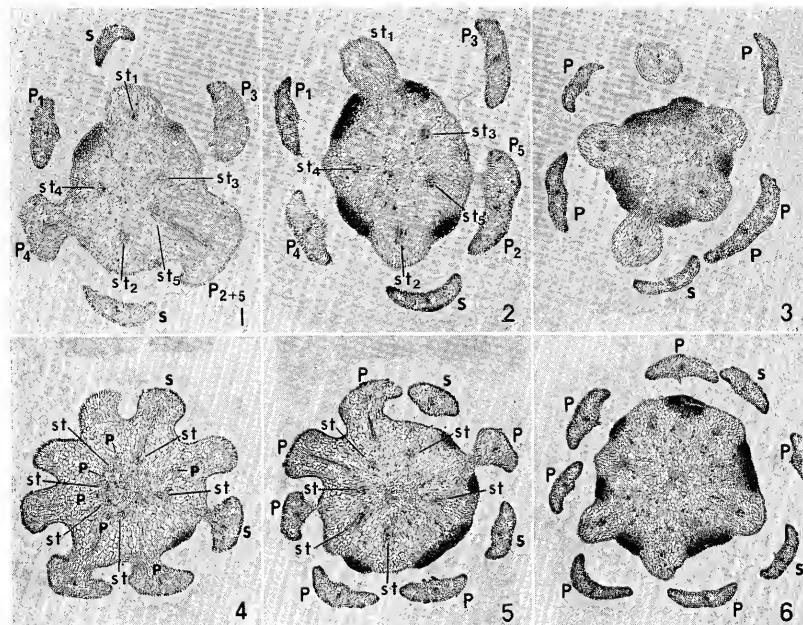
Fig. 3. *Zanthoxylum piperitum* DC. Serial transverse sections of a male flower with seven perianths and five stamens. s, sepal. p, petal. st, stamen or staminal trace. All $\times 13$.

自身の花托からの分離は同時でなく前後している。花被片(p)の分離よりやや早く、花被片(s)に分岐した維管束と同じ方向の位置に2本の雄しべの維管束(st₁, st₂)が分岐する。次の花被片(p)と互生する位置に前後しながら3本の維管束(st₃, st₄, st₅)が分岐しそれぞれ雄しべに入る。p₁とst₃とはやや対生の位置にみえるが正確には互生と判断される。雄しべの維管束が分岐する頃、花托の中央には多数の小さな維管束が散在

し、退化雌蕊の中で消える。その内の1本はやや大きく、1枚の退化心皮の中に入る。

サンショウの花の花被片は特異であって、これをどう解釈するかが問題である。7枚の花被片の内、始めに分離する2枚は他の5枚の花被片とは性格が異なると思われる。この2本は雄しべと対の方向に位置する。他の5枚は雄しべと互生の位置にある。したがって、始めの2枚の花被片(s)を萼片、後の5枚の花被片(p)を花弁と考えると、イヌザンショウの花との比較が可能になる。5枚の花被片(p)は前後して花托から離れ、 p_1 から p_5 へと順次維管束が入る。したがって、中央維管束環からほぼ同時に分岐する様に見える花被片への維管束の分岐も前後があるのであろう。2枚の花被片(s)を除くと花被片(p)の配列は瓦重ね状となって、イヌザンショウの花弁の配列と同じである。この配列は雄しべの配列に連続し、雄しべも瓦重ね状の配列をしている。2枚の萼片、5枚の花弁を持つとして描いた花式図が図6-2である。

サンショウの雄花は花被片が7枚、雄しべが5本のものが多い。しかし花被片や雄しべの数には変異があり、それらでどうなっているかを調べてみた。花被片が6枚、雄しべが5本の花では、外側の2枚が萼片で、内側の4枚が花弁である(Fig. 4, 1-3)。こ



の花の萼片は雄しべと対の位置にある。また 4 枚の花弁の内 3 枚は雄しべと互生の位置にあるが、1 枚 ($p_2 + p_5$) は雄しべ (st_5) と対の位置にある。この花弁は 2 本の維管束を持つので、2 枚の花被片が合着したものと考えられる。したがって、この花弁が雄しべと対をなすのは 2 次的な現象で、花弁と雄しべが互生する原則は変わらない。花被片が 8 枚、雄しべが 6 本の花 (Fig. 4, 4-6) では、2 枚が萼片で 6 枚が花弁である。6 本の雄しべは花弁と互生の位置にあり、その内 2 本は萼片と対の位置にある。ただ 7 枚の花の場合より花弁と雄しべの位置関係はやや不明瞭である。

Saunders (1934) は狭義のサンショウ属に入るフュザンショウの雌花の構造を報告している (Fig. 6-4)。この花は 8 枚の花被片を持つ。まず 2 枚の花被片 (sm) が左右に分離する。次にその横に 2 枚ずつ計 4 枚の花被片 (ps) が分離する。最後に上下に 2 枚の花被片 (sm) が分離する。雌花なので雄しべは無くそれとの関係は解らない。女史は此等の花被片の内、最初に分離した 2 枚と最後に分離した 2 枚とを萼片とし、残りの 4 枚を花弁と解釈した。萼片と花片とが入組んでいる変った構造の花ということになる。Brizicky (1962) はこの構造に興味を持ち、萼片と花弁が錯綜しているのは個体発生の上で萼と花弁との表現の遅滞によるものなのか、両者が不連続のものなのか、面白い問

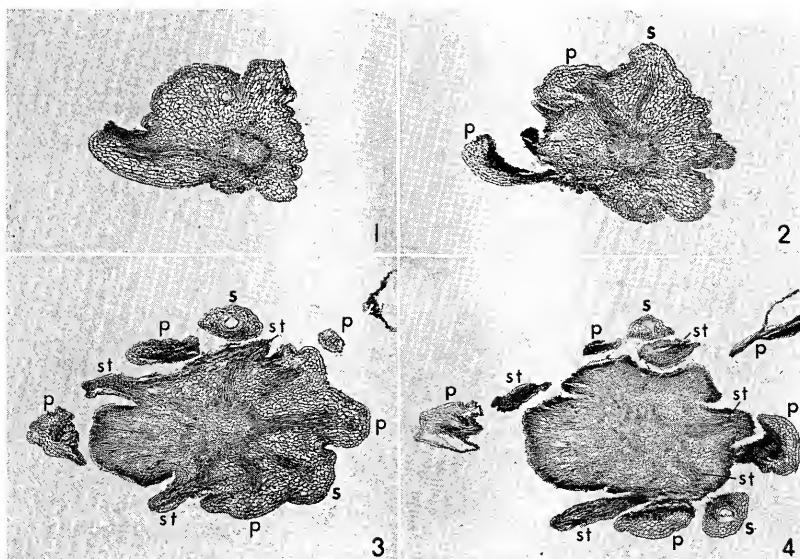


Fig. 5. *Zanthoxylum dimorphophyllum* Hemsl. Serial transverse sections of a male flower with seven perianths and five stamens. s, sepal. p, petal. st, stamen or staminal trace. (From the dried specimen of Szechuan, Wang 20494). All $\times 13$.

題だとしている。しかし女史の解釈で内側の2枚が萼片だとする根拠はその論文の中には見いだしえない。これを花弁としてもおかしくないのである。恐らく萼片と花弁とは交互に配列するものだという、 carpel polymorphism に基く女史独自の概念があって、それが内側の花被片を萼片と解釈させたと想像される。8枚の花被片を持つサンショウウの例からみると、フュザンショウウの花被片の外側の2枚は萼片で、他の6枚は花弁と考えられる。雄花で調べれば解決のつくことと思われるが、今の所入手できないのが残念である。

イヌザンショウ属と狭義のサンショウウ属を連絡する例として Hartley (1966) は *Z. dimorphophyllum* Hemsley を挙げ、この花にはサンショウウ型、イヌザンショウウ型と中間型があることを詳しく記述している。また黄成就(1957)はこの花の詳しい解剖図を描いている。この花は2—4枚の披針形の小さな花被片と、4—6枚のやや大きな杓子形の花被片とがある (Fig. 6-3)。図5に横断面で示した例は7枚の花被片と2本の雄しべを持つ。この内、断面が橢円形の2枚(s)は雄しべと対の方向にあり、萼片と考えられる。残りの5枚の花被片(p)はやや平たい長橢円形で、雄しべと互生の位置にあり、花弁と考えられる。したがってこの種類は雄しべと対をなす2—4枚の萼片と、雄しべと互生に位置する4—6枚の花弁とがあるものと考えられる。Brizicky (1962) はメキシコや中央アメリカに分布する *Z. ferrugineum* Radlk., *Z. mazatlanum* Sandw. など幾つかの種類で、上記と同じようにイヌザンショウ属と狭義のサンショウウ属との中間的な構造を持つ花を紹介している。したがって狭義のサンショウウ属では *Z. dimorphophyllum* に見られるように4枚の萼片から2枚に減少したものと考えられる。さらにいえばイヌザンショウ類の5枚の萼片から2枚に減少したことも考えられる。

狭義のサンショウウ属の花弁は小形化して数が増加する傾向がある。イワザンショウでは花被片8枚、雄しべ6本が普通である。このように花被片や雄しべの数が増加し、それが固定した花では、サンショウウに見られたような花弁と雄しべとの交互配列は不明瞭になり、どれが萼片でどれが花弁かは決め難い。狭義のサンショウウ属の内でも一層特殊化が進んでいるのであろう。萼片と花弁の配列の規則性は失なわれている。以上のことからイヌザンショウ属と狭義のサンショウウ属とは同一属として扱うのが妥当だと思う。サンショウウ亜属はイヌザンショウ亜属と較べると、萼片は退化して数が減少し、花弁も萼片状に小形化していると解釈される。この中で *Z. americanum* Mill. の花は、すでに Eichler (1878) が解釈しているように、5枚の花弁のみからなり萼片を欠くもので、最も特殊化の進んだ種類である。サンショウウ亜属の子房は著しく離生していて、その点では原始性を保っていると思われるが、花被片の構造からはイヌザンショウ亜属より特徴化した1群と考えられる。

材料の採集について矢原徹一、秋山忍氏に援助していただいた。ここに厚く御礼申し上げます。

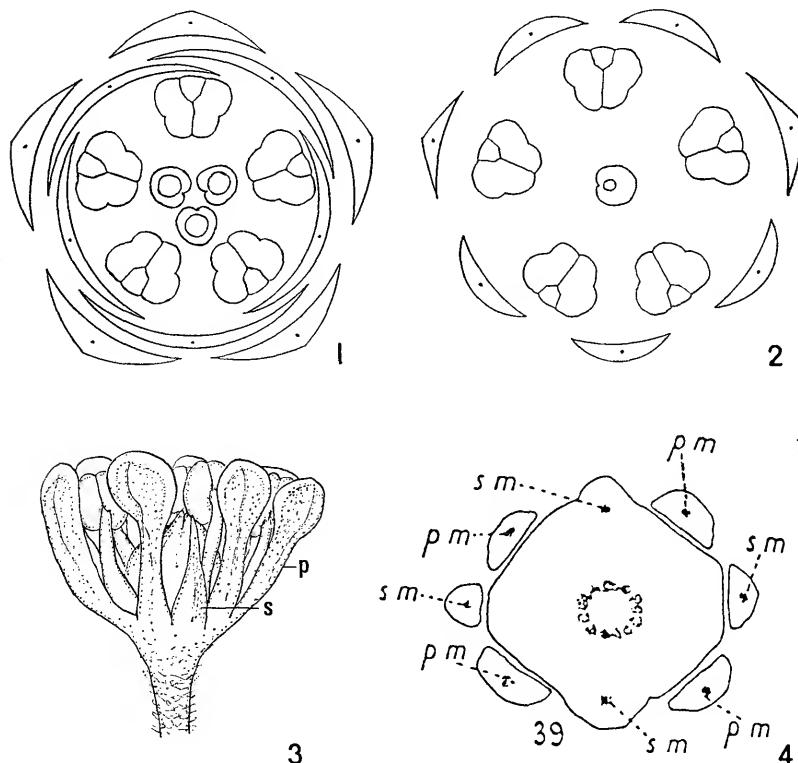


Fig. 6. 1. Floral diagram of male flower of *Zanthoxylum* subgen. *Fagara*, based on *Z. schinifolium* Sieb. et Zucc. (イヌザンショウ), *Z. ailanthoides* Sieb. et Zucc. (カラスザンショウ), and *Z. yakumontanum* (Sugimoto) Nagamasu (ヤクシマカラスザンショウ). 2. A floral diagram of a male flower with seven perianths and five stamens of *Zanthoxylum* subgen. *Zanthoxylum*, based on *Z. piperitum* DC. 3. A flower with seven perianths and five stamens of *Z. dimorphophyllum* Hemsley (Szechuan, Wang 20494), p, perianth. s, sepal. $\times 8$. 4. A transverse section of a female flower of *Z. planispinum* Sieb. et Zucc. (*Z. aratum* DC. var. *subtrifoliatum* Kitam.), after Saunders. sm, sepal midrib. pm, petal midrib.

参考文献

Brizicky, G. K. 1962. Taxonomic and nomenclatural notes on *Zanthoxylum* and *Glycosmis* (Rutaceae). J. Arn. Arb. 43: 80-84. Eichler, A. W. 1878. Bluten-diagramme 2: 323. Fish, F. & P. G. Waterman 1973. Chemosystematics in the Rutaceae II. The Chemosystematics of the *Zanthoxylum/Fagara* complex.

Taxon 22: 177-203. Hartley, T. G. 1966. A revision of the Malesian species of *Zanthoxylum* (Rutaceae). J. Arn. Arb. 47: 171-174. Huang, C. C. 1957. Preliminary study of Chinese Rutaceae (1). Acta Phytotax. Sinica 6: 1-83, figs. 1-19. (in Chinese). Saunders, E. S. 1934. On carpel polymorphism VI. Ann. Bot. 48: 666, f. 37-43.

Summary

The anatomical works of the flower of *Zanthoxylum* (sensu stricto) are very scanty. The intensive study is only the report of Saunders (1934) treating the female flower of *Z. planispinum* Sieb. et Zucc. She discussed the morphology of this flower under her new theory of 'carpel polymorphism'. In this paper the anatomical analysis is made mainly on the staminate flowers of *Z. piperitum* DC. and the character of the perianth of *Zanthoxylum* (sen. str.) is discussed.

In a staminate flower with seven perianths and five stamens of *Z. piperitum* (Fig. 3), at first, two traces separate from the central stele at the base of the receptacle. These two traces have an interval about 160° each other and the one separates more or less earlier than the other. Each of them without branching supplies to the perianth. Above the region where the two perianth traces departed from the stele, the five traces separate and supply to the five perianths. These five perianth organs do not separate simultaneously and arrange in an imbricate order. From almost same region with the five perianth traces, five staminal traces separate successively and supply to the five stamens. All staminal traces are alternate with the five inner perianth traces, and two of them are opposite with the two outer perianth traces.

In a staminate flower with six perianths and five stamens (Fig. 4, 1-3), the perianths are separated to two groups as two outer and four inner ones. The two outer perianths are opposite with the stamens. The three perianths among the inner four are alternate with the stamens, but the one (p_{2+5}) is opposite with a stamen. The latter perianth has two median traces, and is interpreted to be composed of two fused perianths. Thus, the general rule of which the inner perianths alternate with the stamens is preserved. In a staminate flower with eight perianths and six stamens (Fig. 4, 4-6), the two outer perianths(s) are opposite with the stamens. Although it is more or less irregular, the six

inner perianths(p) are alternate with the stamens.

The above mentioned facts indicate that the two outer perianths are interpreted as sepals and the four to six inner perianths as petals. A diagram of the flower is shown in Fig. 6-2.

Hartley (1966) gave detailed information of the variability of the perianth on the staminate flowers of *Zanthoxylum dimorphophyllum* Hemsley, in which *Fagara* type, *Zanthoxylum* type and also transitional type between them are recognized. In a staminate flower with seven perianths and five stamens of *Z. dimorphophyllum* (Figs. 5 and 6-3), two perianths being elliptic in transverse sections are opposite with the stamens, and five perianths being oblong in transverse sections are alternate with the stamens. Thus, it is indicated that two elliptic perianths are sepals and five oblong ones are petals, and this flower corresponds to *Zanthoxylum* type of Hartley.

Saunders (1934) reported the floral anatomy of *Z. planispinum* Sieb. et Zucc. (*Z. armatum* DC. var. *subtrifoliatum* Kitam.). She treated the carpellate flower with eight perianths, and interpreted that the flower consisted of four sepals and four petals, in which two outer sepals arranged at right angles with two inner sepals, and the separation of two inner sepals (her median sepals) is delayed until after that of the petals (Fig. 6, 4). However, there are no grounds to indicate that these inner perianths (inner sepals) should be interpreted as sepals. It is more compatible that these perianths are interpreted as petals. This flower should be regarded to have two sepals and six petals as seen in those of *Z. piperitum*.

□広島市教育委員会(編)：広島市の動植物 264 pp. 1988. 広島市教育委員会、非売品。広島市稀少生物分布調査団(代表 安藤久次氏)が1年9か月かけて広島市域に生息・生育している動植物の中から、「稀少または種々の見地から貴重と思われる植物・動物」、「巨樹として顕著な樹木の種類と生育状況」、「代表的な自然植生」、「動物の重要な生息地、渡来地」などについて調査した結果をまとめたもの。植物関係は真菌類、シダ植物、種子植物、巨樹、貴重群落が217項取扱われているが、蘚苔類、地衣類は含まれていない(これらについてのコメントはされていない)。現在、各地域での自然環境調査がおこなわれ、報告書が出版されているが、今回の広島市の場合は、「稀少生物」に特定した報告書として、ユニークさを感じる。

(井上 浩)